BENEMÉRITA UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE PUEBLA

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

Variación temporal de la dieta de *Lithobates spectabilis* y *Lithobates zweifeli* en un matorral rosetófilo del Estado de Puebla

TESIS QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE
LICENCIADA EN BIOLOGÍA

PRESENTA:
GUADALUPE MÉNDEZ
ALLENDE

DIRECTORA:

M. EN C. MA. GUADALUPE GUTIÉRREZ MAYÉN

CO – DIRECTOR:

M. EN C. RICARDO LURÍA MANZANO

AGOSTO, 2020

AGRADECIMIENTOS

A la Maestra Ma. Guadalupe Gutiérrez Mayén por aceptarme como su alumna, por todo el conocimiento compartido y sobretodo por el apoyo para sacar este trabajo. Excelente maestra y persona.

Al Maestro Ricardo Luría Manzano, sin él este proyecto no sería lo que es. Por ser un gran maestro, guía y amigo que invita a pensar, y siempre ser un ejemplo de tenacidad. Por confiar en mí para la realización de este trabajo. Infinitas gracias.

Al Maestro Héctor Rafael Eliosa León y de igual forma al Dr. Jesús Martínez Vázquez por formar parte de mi comité tutoral, y por las observaciones dadas que enriquecieron a este escrito.

Al Dr. César Gabriel Durán Barrón por ayudarnos con la identificación de las familias de arañas, sus aportes fueron de gran ayuda.

Al Dr. Aurelio Ramírez Bautista, por ayudar en la última etapa de mi formación. Por las observaciones al trabajo y por motivarme a echarle ganas.

A las autoridades del municipio de Tecali de Herrera y de La Magdalena Cuaxixtla, por la amabilidad y las atenciones brindadas. Y a las amistades hechas en este lugar, Lunes y Martes.

A los que comparten el gusto por la herpetología y que dedicaron de su tiempo para apoyar en las salidas de campo: César, Fernando, Uriel, Gibrán y Adua. A los que nos dejaron esperando, también.

A Adua Sofía Olvera Ávila y Alejandra Guzmán Torres, el apoyo siempre mutuo, avanzando juntas en esto. Sin ustedes el trabajo de laboratorio se hubiera hecho más pesado. Las personas más lindas y geniales con las que compartí muchas horas de trabajo y buenas pláticas.

A Enrique Cante, todo todito este tiempo que has estado creciendo conmigo. Por nunca dejar que desistiera, hacerme ver todo con sosiego, y junto con los perros acompañar en momentos como este. Por ser quien transmitiera el amor por este grupo de seres. Te amo.

A Carmelo Méndez y Eveling Reyes, ambos siempre apoyando mis decisiones. También, a todas mis hermanas, por resistir, acompañar y darme ánimos durante estos años. Les amo.

A cada pequeño ser, que sin autorizarlo me permitió conocer un poco más de este grupo.

DEDICATORIA

A mis padres por permitirme llegar hasta donde estoy. Carmelo y Eve, gracias a ustedes puedo culminar este ciclo; por creer en mí, y aun en los tiempos más difíciles apoyarme sin condición. Estoy infinitamente agradecida.
Los amo.

La vida, ¿qué es la vida?
en tratar de entenderla se nos va la propia vida
Tony Hernández

ÍNDICE

RESUMEN 6
INTRODUCCIÓN 8
OBJETIVOS 14
***Lithobates spectabilis* (Hillis & Frost, 1985)** 15
***Lithobates zweifeli* (Hillis, Frost & Webb, 1984)** 16
ZONA DE ESTUDIO 19
MATERIAL Y MÉTODOS 20
Trabajo en campo 20
Trabajo en laboratorio 22
Análisis de datos 23
RESULTADOS 25
DISCUSIÓN 36
CONCLUSIONES 43
REFERENCIAS 45

RESUMEN

La repartición de los recursos tróficos en anuros es importante en las interacciones inter e intraespecíficas. Aunque los hábitos alimentarios en ránidos se han estudiado a diferentes niveles, son pocos los trabajos enfocados en especies simpátricas. Diversos trabajos han sustentado que las actividades realizadas por estos anuros, incluyendo el forrajeo son crepusculares o nocturnas. De esta manera, analizar el uso temporal de los recursos tróficos en especies simpátricas supone una mejor comprensión del comportamiento de forrajeo de estas. Por ello, en este trabajo se analizaron los hábitos alimentarios de *Lithobates spectabilis* y *Lithobates zweifeli* en simpatría, comparando la composición de la dieta, el número de elementos consumidos y peso del contenido estomacal entre épocas y horarios del día, evaluando si existe relación de estas dos últimas variables de la dieta con la longitud hocico-cloaca y el peso de los organismos, así como la amplitud y la sobreposición del nicho trófico entre las dos especies.

Para llevar a cabo este estudio se realizaron muestreos en un río bordeado de matorral rosetófilo, ubicado en La Magdalena Cuaxixtla, Tecali de Herrera, Puebla, en la época de secas y de lluvias, durante dos horarios del día: vespertino y nocturno. Se hicieron lavados estomacales a 58 organismos de *L. spectabilis* y 72 de *L. zweifeli,* y las presas fueron determinadas a nivel taxonómico de orden y familia. Se encontró que isópodos de la familia Armadillidiidae y arañas de la familia Lycosidae son las presas principales en la dieta de ambas especies. Sólo en *L. spectabilis* varió la composición de la dieta entre los dos horarios. En las dos especies, la presencia de contenido estomacal en ambos horarios indicó que el forrajeo es una actividad tanto diurna como nocturna, aunque el número de elementos consumidos fue mayor por la noche. No obstante, el peso del contenido estomacal no varío entre los horarios. En cuanto a la época, *L. zweifeli* tuvo mayor peso del contenido estomacal en la época de lluvias. Los valores de amplitud del nicho trófico fueron bajos para las dos especies; sin embargo, la sobreposición del nicho trófico entre estas fue elevado. La variación geográfica de la composición de

la dieta y amplitud del nicho trófico conocida en estas especies, sustenta que su dieta es de tipo generalista. El número de elementos y el peso de las presas consumidas aportan información sobre la actividad de forrajeo y la contribución energética, respectivamente. Por lo tanto la actividad de forrajeo se intensifica por la noche, pero la obtención de nutrientes no varía durante el día. Esta investigación es la primera en México en evidenciar que la alimentación en anuros no está restringida a la noche.

INTRODUCCIÓN

En las tres últimas décadas se ha generado gran interés en los estudios sobre anfibios bajo perspectivas ecológicas, evolutivas y sobre todo conservacionistas, debido a la creciente problemática mundial del declive poblacional al que se enfrentan estos organismos. Este problema se ha intensificado a partir de la década de 1970 (Blaustein & Wake, 1990), pues diversos estudios han demostrado una disminución considerable en la riqueza y abundancia de las especies y poblaciones de muchos anfibios (Blaustein & Wake, 1990; Stuart et al., 2004; Wake & Vredenburg, 2008; Frías- Álvarez et al., 2010). Como consecuencia, las cifras arrojadas por la IUCN (2018) muestran que los anfibios son el grupo de vertebrados con más especies en estado de vulnerabilidad, amenazadas y críticamente amenazadas (1,951 spp.) comparado con las aves (1,464 spp.) y los mamíferos (1,121 spp.).

Ante este gran problema, los investigadores se han enfocado en dilucidar las posibles causas de la declinación y extinción de poblaciones, y se ha sugerido la interacción entre diversos factores como la sobreexplotación y la pérdida del hábitat. En muchos casos no ha sido posible esclarecer qué factores intervienen, lo que hace que se encuentren en situaciones enigmáticas. En estas últimas se ha propuesto el aumento de radiación, la introducción de especies exóticas, el cambio climático y las enfermedades infecciosas, como las posibles causas (Stuart et al., 2004; Blaustein & Bancroft, 2007).

Tomando en cuenta el número de especies de anfibios que hay en el mundo, México está posicionado en el quinto lugar, pues alberga 376 especies, 5.23% del total mundial. Además, presenta un alto grado de endemismos, ya que del total de especies que se encuentran en México, 252 son endémicas; es decir, el 67% del total del país (Parra-Olea et al., 2014).

Debido a esto, es valioso que además del entendimiento y conocimiento sobre los factores que amenazan a las poblaciones de anfibios, se realicen estudios que los complementen, incluyendo aquellos que traten sobre historia natural (e.g.

desarrollo, reproducción, alimentación) e interacciones con el ambiente y otros organismos (e.g. competencia, repartición de los recursos, búsqueda de pareja) (Halliday, 2008). Dentro de estos aspectos, la alimentación es una de las actividades más importantes para un organismo, pues de ella dependen otros rasgos de la historia de vida como el crecimiento, la reproducción y el fitness (Hughes, 1993). Adicionalmente, el papel que los anfibios desempeñan en los ecosistemas es esencial, ya que contribuyen al control de plagas y comunidades de predadores. Así mismo, estos vertebrados son fuente de alimento para otros animales como aves, mamíferos, serpientes, y peces, y también para varios grupos de invertebrados como cangrejos, coleópteros y arañas, por nombrar algunos (Wells, 2007; Luna-Reyes et al., 2010).

Además de esto, el conocimiento de los hábitos alimentarios brinda información relacionada con aspectos ecológicos como la reproducción (Anderson et al., 1999; Luría-Manzano & Gutiérrez-Mayén, 2014), los modos de forrajeo, los horarios de actividad (Toft, 1981; Huey & Pianka, 1983), y la repartición de recursos dentro de una comunidad (Schoener, 1974; Toft, 1985), y fisiológicos como la digestión y metabolismo (Secor, 2005; Secor et al., 2007). El conocimiento de la dieta también ha dado lugar al mejoramiento de técnicas, por ejemplo la utilización de lavados estomacales en sustitución al sacrificio de los individuos (Legler & Sullivan, 1979; Solé et al., 2005).

Se ha demostrado que los anfibios basan su dieta en insectos y arácnidos de tamaño pequeño o proporcional a ellos (Luna-Reyes et al., 2010). Generalmente, se ha visto que los individuos de tamaño reducido consumen artrópodos pequeños como ácaros, hormigas o colémbolos, mientras que los individuos de mayor tamaño consumen presas más grandes como ortópteros, escarabajos o arañas (Lima & Moreira, 1993). De esta manera, se ha observado que entre los individuos de una población, la repartición del recurso trófico es importante, debido a que los organismos jóvenes y adultos se alimentan de presas de tamaños proporcionales a cada uno de ellos (Cogãlniceanu et al., 2000).

Dentro de los anuros, la familia Ranidae es una de las más diversas (Bossuyt et al., 2006), ya que cuenta con 399 spp. que se distribuyen cosmopolitamente, excepto en el sur de Sudamérica, Sudáfrica, Madagascar y Australia (Frost, 2019). En México se encuentran dos géneros y 27 especies, de las cuales 16 son endémicas al país (Parra-Olea et al., 2014). Diversos trabajos de dieta se han realizado con especies de la familia Ranidae, ya sea a nivel de 1) ensambles, a partir de los cuales se puede conocer cómo es la repartición de los recursos entre estas, o 2) poblaciones, analizando sólo a una especie. De esta manera, Stewart & Sandison (1972) compararon los hábitos de alimentación entre *Lithobates septentrionalis*, *L. catesbeianus* y *L. clamitans* en Nueva York y observaron que la dieta de las tres especies está compuesta por artrópodos y por materia vegetal, siendo las presas mayormente consumidas los coleópteros, lepidópteros, himenópteros y arácnidos. Observaron que aunque existe sobreposicióm a nivel de orden en la dieta de estas tres especies, consumen presas de diferentes familias, y esto es debido a que se encuentran en diferentes microhábitats, lo que indica que son especies oportunistas y su alimentación está basada en la disponibilidad más que en la preferencia. De manera similar, McAlpine & Dilworth (1989) evaluaron los hábitos alimentarios de *L. pipiens*, *L. catesbeianus* y *L. clamitans* en Canadá, analizando si el tamaño de las presas difería entre estas y encontraron que entre *L. clamitans* y *L. pipiens* el tamaño de las presas no difiere. Además, observaron que *L. catesbeianus* presenta canibalismo y también se alimenta de las otras dos especies estudiadas, en particular de *L. clamitans.*

Por otro lado, Cogãlniceanu et al. (2000) analizaron los hábitos alimentarios en un ensamble de cinco especies: *Hyla arborea, Bombina bombina, Pelobates fuscus* y el complejo de *Pelophylax esculentus* en Braila, Rumania; con el fin de conocer si existen patrones de separación espacial o temporal entre dichas especies y si el tamaño corporal influye en la elección de la presa. Ellos observaron que la dieta del complejo *P. esculentus* está compuesta en su mayoría de insectos terrestres como coleópteros, dípteros e himenópteros; además encontraron canibalismo en un 23% de los organismos analizados. Asimismo, reportaron que existe una baja sobreposición entre individuos jóvenes y adultos, por lo que sugieren que los

recursos son repartidos de acuerdo con la categoría de edad y el tamaño de los organismos.

Si bien los trabajos a nivel de comunidad son varios, los que se han enfocado a los hábitos alimentarios de una sola especie son numerosos. Por ejemplo, Hayes & Tennant (1985) estudiaron la composición de la dieta de *Rana draytonii,* y aunado a esto observaron si existía alguna diferencia entre los periodos de actividad durante el día, obteniendo que los jóvenes son los más activos tanto en el día como en la noche, en comparación con los subadultos y adultos quienes tienen actividad nocturna. Además, se ha analizado la dieta de *L. catesbeianus* encontrando que está compuesta por coleópteros, ortópteros y hemípteros; también se ha reportado el consumo de peces, arañas y otras especies de anfibios (Tyler & Hoestenbach, 1979; Daza-Vaca & Castro-Herrera, 1999). Por otro lado, Parker & Goldstein (2004) estudiaron la composición de la dieta de *L. berlandieri* en Texas, haciendo una comparación entre las épocas del año y los sexos. Observaron que no hay diferencias entre machos y hembras; sin embargo, la dieta varía entre épocas, siendo los himenópteros, lepidópteros y coleópteros las principales presas consumidas en primavera, y los odonatos, coleópteros e himenópteros en otoño.

En México también se han realizado trabajos sobre hábitos alimentarios a nivel de comunidades y poblaciones en particular. Específicamente, los ránidos han sido estudiados en ensambles, por ejemplo Luría-Manzano & Ramírez-Bautista (2019) evaluaron la dieta en un ensamble compuesto por cuatro especies de anuros riparios (*Rheohyla miotympanum, Hyalinobatrachium fleischmanni, L. vaillanti* y *Ptychohyla zophodes*) del estado de Puebla y reportaron que la dieta de *L. vaillanti* está constituida principalmente por ortópteros, arañas, lepidópteros y coleópteros. Además, compararon la dieta entre las épocas del año y encontraron que existen diferencias en el número de presas consumidas, siendo mayor en la época de lluvias, pero no encontraron diferencias en el volumen del contenido. No obstante, la diversidad de la dieta fue mayor en la época de secas. Por otro lado, Woolrich-Piña et al. (2017) analizaron los hábitos alimentarios en un ensamble de anuros (*Exerodonta xera, L. spectabilis, Dryophytes arenicolor* e *Incilius occidentalis*) en el

Río Salado, Puebla, y observaron que *L. spectabilis* consume en mayor medida hemípteros de la familia Gerridae, larvas sin identificar, termitas y coleópteros; además de tener una mayor amplitud trófica en la época de lluvias que en la seca. De igual manera, Ramírez-Bautista & Lemos-Espinal (2004), examinaron la dieta de dos especies sintópicas pertenecientes a los ránidos: *L. vaillanti* y *L. brownorum* en el sur de Veracruz, México. Ellos observaron que las presas principales en la dieta de *L. vaillanti* fueron dípteros, decápodos, moluscos y ortópteros, y en el caso de *L. brownorum* fueron ortópteros, coleópteros e himenópteros. La sobreposición en ambas especies fue muy baja debido a que *L. vaillanti* se encuentra más restringida al microhábitat acuático, mientras que *L. brownorum* es más terrestre. De igual forma, Hernández-Austria et al. (2019) evaluaron la composición de la dieta de dos ránidos: *L. johni* y *L. berlandieri* en un ambiente tropical en el estado de Hidalgo, México. Encontraron que en cuanto al índice de importancia, Hemiptera y Coleoptera son las presas principales en *L. johni,* y Araneae y Coleoptera en la dieta de *L. berlandieri*, pero tomando en cuenta los valores volumétricos, las larvas de Megaloptera fueron las más importantes en la alimentación de ambas especies. La amplitud de la dieta de *L. johni* fue mayor en la época de secas que en la de lluvias, contrario a *L. berlandieri* en la cual fue mayor en lluvias.

Para el caso de los trabajos realizados a nivel poblacional con especies del género *Lithobates*, Rodríguez-Blanco (1990) analizó los hábitos alimentarios de *L. montezumae* en el estado de Hidalgo. Registró que la dieta de esta especie está basada tanto en presas acuáticas como terrestres; sin embargo, las primeras son las mayormente consumidas. Las presas principales son decápodos y moluscos, además de registrarse el consumo de materia vegetal en ambos sexos.

Hasta el día de hoy, se han elaborado pocos trabajos sobre los hábitos alimentarios de *L. spectabilis* y *L. zweifeli* a nivel poblacional. En primer lugar, Barrios-Damián (2006) analizó la dieta de *L. spectabilis* en dos épocas en La Reserva Estatal Sierra de Montenegro en Morelos, y reportó que las presas preferidas son coleópteros de las familias Chrysomelidae y Carabidae, y lepidópteros de la familia Noctuidae y Geometridae. Además, encontró hemípteros de la familia Cicadellidae, ortóperos de

la familia Gryllidae, himenópteros de la familia Formicidae y dípteros de las familias Simulidae y Tabanidae. Encontró una mayor diversidad de tipos de presa en la época de lluvias que en la época de secas. Por otra parte, Mendoza-Estrada et al. (2008) analizaron la dieta de *L. zweifeli* en Yautepec, Morelos, localidad perteneciente a la misma Reserva, y reportaron que las presas más consumidas fueron hemípteros de la familia Cicadellidae, lepidópteros de la familia Noctuidae, así como megalópteros. Además, hubo un mayor consumo de presas en la época de lluvia que en la de secas.

Aunque son numerosos los trabajos referentes a la ecología trófica en especies de la familia Ranidae, este aspecto no se ha evaluado en simpatría en *L. spectabilis* y *L. zweifeli,* ambas endémicas para México. Evaluar los hábitos alimentarios en especies que coexisten en el mismo hábitat es de suma importancia pues ofrece información sobre cómo se están usando los recursos y si estos se comparten inter o intraespecíficamente. Adicionalmente, la composición de la dieta en anuros se ha analizado en un horario estrictamente nocturno. No obstante, la evaluación de la dieta en horarios diferentes genera interés, pues con esto es posible comprender de manera más integral el comportamiento de forrajeo y el uso temporal de los recursos. De modo que analizar la variación temporal del uso de los recursos tróficos en especies simpátricas puede ser de gran utilidad para conocer si el comportamiento de estas responde de manera diferente a lo largo del día.

Actualmente se sabe que las diferencias temporales en la actividad pueden ser un factor que influye en los tipos de presas disponibles para alimentarse (Wells, 2007). Dado que hasta ahora se conoce que la mayoría de los anuros realizan sus actividades por la noche (Vitt & Caldwell, 2009) incluyendo el forrajeo, se espera que el peso del contenido estomacal y el número de presas de las especies de estudio varíen en cuanto al horario del día, y por ende sean mayores en la noche. Además, los anfibios presentan cambios estacionales en la composición de la dieta debido a diversos factores como las fluctuaciones en la disponibilidad de los recursos, particularmente artrópodos (Whitfield & Donnelly, 2006; Wells, 2007). Específicamente, se ha mostrado que hay una mayor amplitud de nicho en época

de lluvias (Hernández-Austria et al., 2019; Woolrich-Piña et al, 2017), y un mayor número de presas consumidas y mayor contenido volumétrico en época de secas (Hernández-Austria et al., 2019). De esta manera, se espera que haya variación en distintos atributos de la dieta entre épocas, teniendo mayor amplitud de nicho trófico en lluvias y mayor número de elementos consumidos así como mayor peso de presas (Magnusson et al., 2003) en la época de secas.

OBJETIVOS

Objetivo general

- Analizar y comparar los hábitos alimentarios de *Lithobates spectabilis* y *Lithobates zweifeli* en un matorral rosetófilo del estado de Puebla.

Objetivos particulares

I. Identificar cuál o cuáles son las presas con mayor importancia en la dieta de cada especie.
II. Analizar y comparar la composición de la dieta entre horarios (vespertino y nocturno) y épocas (secas y lluvias) para cada especie.
III. Evaluar la amplitud de la dieta de cada especie con respecto a la época.
IV. Estimar la sobreposición del nicho trófico entre las dos especies.
V. Analizar si existe relación del número de presas consumidas y el peso del contenido estomacal con la longitud hocico-cloaca y el peso de las ranas para cada una de las especies.
VI. Evaluar si existen diferencias en el peso del contenido estomacal y el número de presas consumidas entre horarios y épocas.

ESPECIES DE ESTUDIO

Lithobates spectabilis (Hillis & Frost, 1985)

Lithobates spectabilis es una especie que pertenece al complejo *Lithobates pipiens*. Es de talla mediana (longitud hocico-cloaca; LHC= 67 mm) y se caracteriza por poseer una cabeza de tamaño pequeño y redondeada; patas cortas, un pliegue dorsolateral aplanado, de color bronce y que se interrumpe antes de alcanzar la ingle. Al plegarse la parte distal de la tibiofibula no alcanza el hocico (Flores-Villela et al., 1995). La membrana interdigital del cuarto dedo de la extremidad posterior llega hasta la tercera falange. La coloración dorsal es verde metálico con manchas color café oscuro con delgados bordes de color claro. La coloración ventral es blanquecina, las extremidades y la parte posterior del vientre son amarillentas; las extremidades posteriores poseen unas barras transversales dorsalmente, mientras que las anteriores poseen manchas; presenta manchas en la garganta y pecho. Los machos poseen sacos vocales pequeños y eversibles (Hillis & Frost, 1985; Flores-Villela et al., 1995; Canseco-Márquez & Gutiérrez-Mayén, 2010) (Figura 1).

Figura 1. Ejemplar adulto de *L. spectabilis* de la Magdalena Cuaxixtla, Tecali de Herrera, Puebla. Fotografía de Ricardo Luría Manzano

Esta especie es endémica de México, habitando desde el centro de Jalisco, pasando por el norte de Michoacán, Estado de México, Morelos, Tlaxcala, Puebla e Hidalgo, hasta una pequeña porción de Veracruz y el noroeste de Oaxaca. Se puede encontrar entre 1200 y 3200 msnm (Frost, 2019). Está principalmente asociada a matorral xerófilo y bosque tropical caducifolio, pero también se ha encontrado en bosques de *Quercus* (Canseco-Márquez & Gutiérrez-Mayén, 2010).

Es una especie que se encuentra activa durante todo el año. Es ovípara con desarrollo indirecto (Canseco-Márquez & Gutiérrez-Mayén, 2010). Los huevos son depositados en las pozas tranquilas de los arroyos o ríos, en donde se encuentran sumergidos como una masa esférica; se han observado cerca de 3,000 embriones en una sola puesta. Los renacuajos tienen la cola larga y aletas reducidas, son de tamaño grande, llegan a crecer 100 mm (Hillis & Frost, 1985). Los jóvenes y adultos pueden encontrarse en los alrededores de las orillas pantanosas de pozas y lagos, aunque también se encuentra en los márgenes de arroyos montañosos. Se ha observado en amplexo en los meses de enero y julio (Ramírez-Bautista et al., 2009). Su actividad es nocturna y se ha registrado que se alimentan de coleópteros (adultos y larvas), hemípteros, dípteros (adultos y larvas) e himenópteros (Canseco-Márquez & Gutiérrez-Mayén, 2010). La lista roja de la IUCN (2019) muestra que aunque las poblaciones de esta especie están en decrecimiento, está catalogada como en “menor preocupación”. A nivel nacional, la NOM-059 de la SEMARNART (2010) no tiene contemplada a esta especie.

Lithobates zweifeli **(Hillis, Frost & Webb, 1984)**

Lithobates zweifeli es una especie que pertenece al grupo *Lithobates tarahumarae.* Es de talla grande (LHC= 100 mm) y se caracteriza por presentar un pliegue dorsolateral bien desarrollado, pero que se confunde con la coloración de su piel (Hillis et al., 1984). Presenta diversas pústulas a lo largo del cuerpo, con un mayor número en la parte lateral. El tímpano es evidente y liso y con un diámetro más chico que el diámetro del ojo (Canseco- Márquez & Gutiérrez- Mayén, 2010). La cabeza es corta y ancha. Las extremidades posteriores son cortas, el talón llega hasta el

ojo cuando estas se pliegan. La membrana interdigital del cuarto dedo de la extremidad posterior llega a la primera falange. La coloración del cuerpo es café claro sobre un fondo café verdoso oscuro, posee puntos oscuros difusos sobre el cuerpo (Flores-Villela et al.,1995); las extremidades posteriores poseen bandas delgadas y difusas; la superficie posterior del muslo presenta reticulaciones claras. Ventralmente es color crema, presenta algunas manchas debajo de las patas y alrededor de la garganta (Canseco- Márquez & Gutiérrez- Mayén, 2010). Carece de sacos vocales (Hillis et al., 1984) (Figura 2).

Figura 2. Ejemplar adulto de *L. zweifeli* de la Magdalena Cuaxixtla, Tecali de Herrera, Puebla. Fotografía de Ricardo Luría Manzano.

Lithobates zweifeli es una especie endémica de México, su distribución va desde el noroeste de Jalisco y Colima y toda la Cuenca del Balsas: Morelos, Guerrero,

Michoacán, Puebla, Estado de México, hasta el norte de Oaxaca (Frost, 2019). Se puede encontrar entre los 585 y 2000 msnm, está asociada a bosque tropical caducifolio, bosque de pino-encino y matorral xerófilo (Canseco-Márquez & Gutiérrez-Mayén, 2010).

Los organismos de esta especie son ovíparos con desarrollo indirecto. Los renacuajos son de forma globular, la musculatura caudal es robusta y la punta de la cola es redondeada. Se pueden encontrar en cuerpos de agua con corrientes lentas o en ríos. Se han observado desde el mes de marzo a agosto (Canseco-Márquez & Gutiérrez-Mayén, 2010). Se ha observado que su actividad es durante la noche (Mendoza-Estrada et al., 2008), y se alimentan principalmente de dípteros, coleópteros (adultos y larvas), himenópteros y algunos insectos acuáticos como neurópteros y tricópteros (Canseco-Márquez & Gutiérrez-Mayén, 2010). Esta especie está catalogada en la lista roja de la IUCN (2019) como en “menor preocupación”. En la NOM-059 de la SEMARNART (2010) no está considerada.

ZONA DE ESTUDIO

El presente estudio se realizó en el barrio de La Magdalena Cuaxixtla, perteneciente al municipio de Tecali de Herrera, ubicado al centro del estado de Puebla (18.8694° N y -97.9197° O; elevación 2026 m). Este municipio colinda al norte con Cuautinchán y Tepeaca, al este con Mixtla, Tlaneplantla y Atoyatempan y al sur con Tzicatlacoyan (Figura 3).

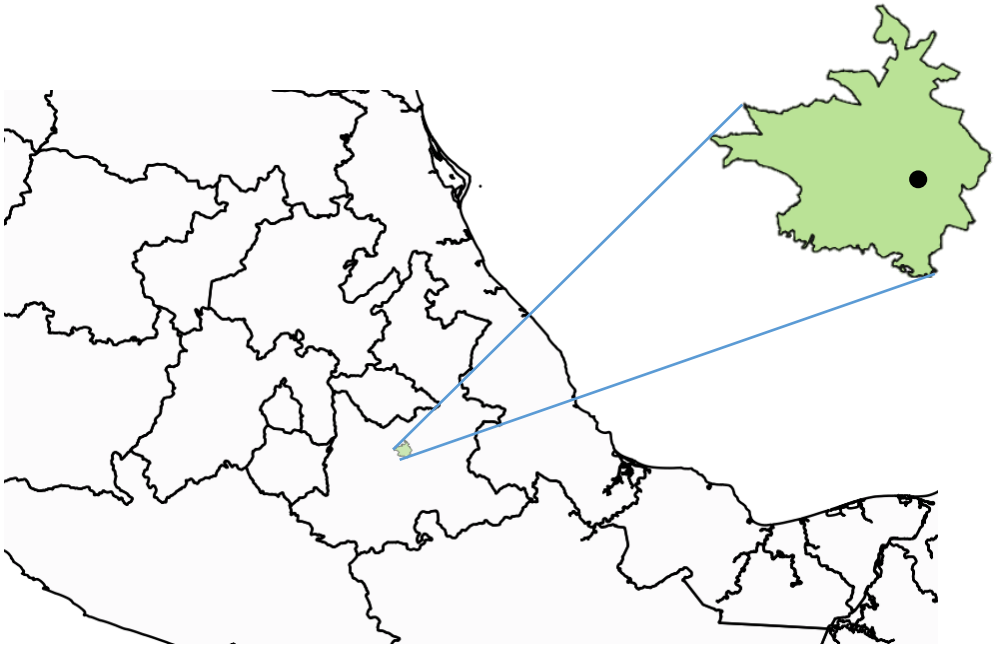


Figura 3. Ubicación del municipio de Tecali de Herrera. ● Indica el barrio de La Magdalena Cuaxixtla. Modificado de Conabio (2017).

El sitio cuenta con un clima templado subhúmedo con lluvias en verano, con una precipitación media anual de 534.3 mm, temperatura media anual de 18.3° C, y temperaturas mínimas de 15° C y máximas de 20.5° C (CONAGUA, 2010). El municipio pertenece a la cuenca del río Balsas, y es atravesado de oeste a sureste por el río Atoyac, además de encontrarse corrientes intermitentes (INEGI, 2009). La vegetación del área de estudio es matorral rosetófilo (INEGI, 2009) (Figura 4).

Figura 4. Vegetación del sitio de muestreo.

MATERIAL Y MÉTODOS

Trabajo en campo

El muestreo de los individuos fue realizado de marzo a septiembre de 2018 en el río Ameyalpa (El Chicle), con una visita de tres días cada tres semanas dando un total de nueve muestreos, de los cuales cuatro se llevaron a cabo en la temporada de secas y cinco correspondieron a lluvias. Debido a que se analizó la dieta entre dos horarios, se establecieron dos períodos de recolecta, teniendo así el horario vespertino de 18:00 a 21:00 h, y el horario nocturno de 03:00 a 06:00 h (Wallis et al., 2016). Se hicieron capturas de ambas especies de forma manual y con red, y a cada ejemplar se le tomaron los siguientes datos: especie, hora de captura, sexo, clase de edad, peso y LHC. El sexo en individuos adultos fue determinado con base en la presencia de sacos vocales y excrecencias nupciales en machos en *L.*

spectabilis, y en *L. zweifeli* sólo con la presencia de excrecencias nupciales en machos. En *L. zweifeli* se determinó la clase de edad de acuerdo a su tamaño: jóvenes con LHC=40-70 mm, y adultos con LCH ≥70 mm (Mendoza-Estrada et al., 2008). En *L. spectabilis* se consideraron como jóvenes a aquellos organismos que carecen de los atributos respectivos a los machos antes mencionados. Para obtener el peso se utilizó un dinamómetro Pesola® (± 0.01 g), y para el caso de la LHC un calibrador digital Scala® (± 0.01 mm). Cada ejemplar fue resguardado en una bolsa plástica para ser trasladado al campamento.

Posterior a ello, en un tiempo máximo de 3 h después de la captura de cada organismo (con el fin de optimizar los resultados; Woolbright & Stewart, 1987), se le realizó un lavado estomacal basado en la técnica propuesta por Legler & Sullivan (1979) y modificada por Leclerc & Courtois (1993) y Solé et al. (2005), la cual consiste en los siguientes pasos: 1) Llenar una jeringa (capacidad de 60 ml) con agua potable y unirla a una sonda (para alimentación infantil de 8Fr). 2) Tomar a la rana con una mano y sujetarla de manera que las partes anterior y ventral queden libres, y con la otra mano tomar la sonda previamente humedecida. 3) Colocar la sonda de un lado del hocico, con ayuda de esta abrirlo de forma suave, e introducirla lenta y delicadamente por el piso del hocico y dirigirla hacia el esófago hasta llegar al píloro. 4) Una vez que la sonda es introducida, se cambia de posición a la rana y queda boca abajo sobre un contenedor y se procede a la inyección de agua, sin retirar la sonda. En ese momento el individuo comienza a regurgitar y los elementos son vertidos sobre un contenedor (Figura 5). 5) Retirar la sonda de la jeringa para llenarla de agua y nuevamente hacer la inyección, hasta que no haya más elementos regurgitados. 6) Después de realizar el lavado, sacar la sonda de manera lenta con el fin de no lastimar al organismo. Los elementos se recolectaron con ayuda de unas pinzas y se depositaron en frascos con alcohol al 70%. Acto seguido y con el objetivo de evitar pseudoréplicas, los individuos fueron marcados mediante la ectomización de falanges (Donnelly et al., 1994) y finalmente fueron liberados en el sitio donde fueron capturados.

Figura 5. Contenido estomacal recién regurgitado de un individuo de *L. spectabilis* encontrado el 17 de abril de 2018 (época seca) en el horario vespertino.

Trabajo en laboratorio

Los contenidos estomacales fueron transportados al laboratorio de Herpetología de la Facultad de Ciencias Biológicas de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla. Ahí se observaron bajo un microscopio estereoscópico Leica® LED2000 con el fin de identificar las presas hasta el nivel taxonómico de familia para las presas completas o parcialmente digeridas, y a nivel de orden para las presas muy digeridas, con las claves taxonómicas de Triplehorn & Johnson (2005), Ubick et al. (2005), Peterson (1960) y Merritt & Cummins (1996). Se determinó y consideró como diferentes tipos de presas a los estadíos de desarrollo de insectos con metamorfosis completa, teniendo así larvas y adultos. Para el caso de los insectos con metamorfosis simple y artrópodos que no pasan por metamorfosis, sólo se

consideraron como presas diferentes con base al orden o familia. Se realizó un conteo del número de individuos por categoría de presa, se midió el largo (con un calibrador digital Scala®; ± 0.01 mm) de aquellos que se encontraban completos, y se obtuvo el peso por categoría de presa (en una balanza analítica Ohaus Explorer Pro ®; ± 0.001 g). Además, se consideró la presencia o ausencia de materia vegetal.

Análisis de datos

Todos los análisis que implican la identificación taxonómica de las presas fueron realizados a nivel de orden y familia. De cada categoría de presa se obtuvo su frecuencia de ocurrencia: el número de muestras en las que se encontró determinada categoría de presa; el número: cantidad de individuos totales de una categoría de presa encontrados; y el peso: peso total de cada categoría de presa (Magnusson et al., 2003). Con estas tres variables, se obtuvo el valor de importancia con la fórmula: I= (%FO + %N + %P)/3, en donde %FO= porcentaje de frecuencia de ocurrencia, %N= porcentaje de valor numérico, y %P= porcentaje de peso (Biavati et al., 2004). Este sirve para definir y comparar la importancia de las categorías de presa consumidas. Con el objetivo de examinar si hay diferencias en la composición de la dieta considerando el número y peso de las presas consumidas entre épocas y horarios, se realizaron Análisis de Similitud (ANOSIM) de dos vías (Clarke, 1993). Dicha prueba evalúa si hay similitud o disimilitud entre y dentro de los grupos analizados y genera valores estadísticos que van de -1 a 1; cuando los valores son cercanos a -1 se interpreta que hay disimilitud dentro de los grupos, cuando son próximos a 1 se infiere que hay disimilitud entre estos, valores cercanos a 0, no presentan diferencias ni entre ni dentro de los grupos. En caso de presentar valores significativos se realizaron pruebas SIMPER (Clarke, 1993), las cuales calculan el porcentaje de contribución de los tipos de presa a la disimilitud de la dieta encontrada con la prueba de ANOSIM. Ambas pruebas fueron ejecutadas usando el estadístico de Bray-Curtis como índice de disimilitud.

Se obtuvo la amplitud de nicho trófico para cada especie tomando en cuenta la proporción numérica y del peso mediante el índice estandarizado de Levins, el cual tiene un valor que va de 0 a 1, en donde valores cercanos a 0 indican que la amplitud es estrecha; es decir, que los individuos son más especialistas, y valores cercanos a 1 indican que la amplitud es mayor, siendo que los organismos son más generalistas (Krebs, 2014; Mar-Silva et al., 2014).El índice no estandarizado de Levins se representa de la siguiente manera:

$$\boldsymbol{B = \frac{1}{\sum_{p_j} 2}}$$

p_j= Proporción numérica o de peso de cada categoría de presa en la dieta de la especie *j*.

Posteriormente, se estandarizó mediante la siguiente fórmula:

$$\boldsymbol{B_a = \frac{B-1}{n-1}}$$

Donde: B= índice no estandarizado de Levins
n= número de categorías de presas

Para evaluar la sobreposicipon de la composición de la dieta entre las especies considerando las proporciones numéricas y del peso de los tipos de presas, se usó el índice de Pianka (1973):

$$\boldsymbol{Ojk = \sum_{i}^{n} p_{ij} p_{ik} \Big/ \sqrt{\sum_{i}^{n} p_{ij}^2 \sum_{i}^{n} p_{ik}^2}}$$

Donde: P_{ij} y Pik son las proporciones del recurso *i* usado por las especies *j* y k respectivamente.

Se realizaron correlaciones de Spearman para evaluar si hay relación de la LHC y el peso de los organismos con el peso del contenido estomacal y el número de presas consumidas, para cada especie. Una vez que se observó que había correlación, se procedió a obtener los residuales de las regresiones lineales simples del número de presas consumidas y el peso del contenido sobre la LHC para el caso de *L. spectabilis*, y del peso del contenido estomacal con el peso de los organismos para *L. zweifeli*. Esto con el fin de eliminar el efecto de las variables LHC y peso corporal sobre las variables de la dieta analizadas. Los residuales obtenidos fueron comparados con pruebas de Kruskall-Wallis con el fin de evaluar si existen diferencias en el peso del contenido estomacal y el número de elementos entre el horario vespertino y nocturno, así como entre la época de secas y lluvias. Sin embargo, para el número de elementos en *L. zweifeli*¸ el análisis fue realizado con los datos originales, pues no hubo correlación entre esta variable y ninguna medida morfológica del organismo. Los análisis estadísticos fueron realizados en los programas STATISTICA® versión 7.0 (Statsoft, 2004) y PAST® versión 3.24 (Hammer et al., 2001). Los promedios se muestran ± 1 error estándar, a menos que se indique de otra forma.

RESULTADOS

Se capturaron 58 individuos de *L. spectabilis* (20 hembras, 23 machos y 15 jóvenes) y 72 de *L. zweifeli* (17 hembras, 4 machos y 51 jóvenes). De estos, 52 organismos de *L. spectabilis* y 66 de *L. zweifeli* tuvieron contenido estomacal. Se encontraron 578 ítems en *L. spectabilis* y 629 en *L. zweifeli*, los cuales fueron identificados a nivel de orden; de estos se lograron identificar 468 y 484 elementos hasta nivel de familia, respectivamente. En total, las presas fueron agrupadas en 32 categorías de presa correspondientes a 25 órdenes, y 51 categorías que corresponden a 46 familias. Los fragmentos muy digeridos que no pudieron identificarse se agruparon como materia animal no identificable.

Se observó que los individuos de *L. spectabilis* tuvieron una LHC promedio de 58.63 ± 2.11 mm y un peso promedio de 26.55 ± 2.43 g. Se encontró que el 67% de los organismos con contenido estomacal consumieron materia vegetal. Su dieta está compuesta por cinco clases: Arachnida, Chilopoda, Gastropoda, Insecta y Malacostraca. En total, se obtuvieron 22 categorías de presa que pertenecen a 18 órdenes, y por otro lado se agruparon 33 categorías de presa que corresponden a 31 familias. En cuanto a los valores de importancia, las presas más consumidas a nivel de orden fueron Isopoda (56.37%), Araneae (27.65%), Coleoptera (24.48%) y Diptera (18.23%). Tomando en cuenta las variables por separado, Isopoda (55.02%) fue la presa más consumida en cuanto a %N; Isopoda y Araneae (65.31%), Diptera (44.9%) y Coleoptera (42.86%) con respecto a %FO; e Isopoda (48.78%) y Coleoptera (21.58%) en cuanto a %P (Tabla 1). A nivel taxonómico de familia, Armadillidiidae (63.55%), seguida de Lycosidae (15.33%), Scarabaeidae (12.88%) y Tipulidae (10.38%) fueron las familias más consumidas de acuerdo con los valores de importancia. De forma separada, Armadillidiidae fue la presa más consumida en cuanto a %N (67.95%), %FO (68.09%), y %P (54.62%) (Tabla 2).

Tabla 1 Composición de la dieta de *L. spectabilis y L. zweifeli* al nivel taxonómico de orden. Se muestran los porcentajes numérico (%N), de frecuencia de ocurrencia (%FO), y del peso (%P), y el índice de importancia relativa (VI). En un recuadro se encuentran los tipos de presa cuyo porcentaje acumulado conforma al menos el 50% de la dieta considerando %N y %P, y más del 40% considerando %FO y VI.

Tipo de presa	*L. spectabilis*				*L. zweifeli*			
	%N	%FO	%P	VI	%N	%FO	%P	VI
Amphibia								
Anura	0	0	0	0	0.32	3.08	7.83	3.74
Arachinda								
Araneae	11.76	65.31	5.89	27.65	14.47	66.15	6.50	29.04
Opiliones	0.17	2.04	0.03	0.75	0.16	1.54	0.08	0.59
Oribatida	0.17	2.04	0.00	0.74	0.32	3.08	0.00	1.13
Pseudoscorpiones	0	0	0	0	0.16	1.54	0.11	0.60
Scorpiones	0.35	4.08	1.49	1.97	0.32	3.08	0.17	1.19
Trombidiformes	0	0	0	0	0.16	1.54	0	0.57
Insecta								
Blattodea	0.17	2.04	0.39	0.87	0	0	0	0
Coleoptera	9.00	42.86	21.58	24.48	5.25	43.08	13.88	20.74
Collembola	0.17	2.04	0.00	0.74	0.48	3.08	0	1.18
Dermaptera	0.00	0.00	0.00	0.00	0.79	4.62	0.25	1.89
Diptera	7.27	44.90	2.52	18.23	6.84	33.85	3.49	14.72
Ephemeroptera	0.00	0.00	0.00	0.00	0.48	1.54	0.01	0.67
Hemiptera	2.42	16.33	0.18	6.31	2.38	10.77	0.15	4.44
Homoptera	0.69	8.16	0.01	2.96	0.16	1.54	0.00	0.57
Hymenoptera	3.46	24.49	0.51	9.49	7.95	18.46	1.41	9.28
Larva Coleoptera	1.04	10.20	0.44	3.89	3.18	23.08	1.77	9.34
Larva Diptera	0.69	6.12	1.85	2.89	1.11	9.23	2.56	4.30
Larva Ephemeroptera	0	0	0	0	0.16	1.54	0.00	0.57
Larva Lepidoptera	0	0	0	0	0.48	3.08	2.05	1.87
Larva sin identificar	0.35	4.08	0.11	1.51	1.43	10.77	0.26	4.15
Larva Trichoptera	0.00	0.00	0.00	0.00	0.48	1.54	0	0.67
Lepidoptera	2.25	20.41	1.75	8.14	2.70	21.54	2.51	8.92
Orthoptera	0.69	8.16	3.44	4.10	2.38	21.54	7.57	10.50
Phasmatodea	0.17	2.04	0.01	0.74	0	0	0	0
Psocoptera	0.17	2.04	0.00	0.74	0.16	1.54	0	0.57
Trichoptera	2.08	16.33	0.64	6.35	3.02	10.77	4.24	6.01
Chilopoda								
Scolopendromorpha	0.17	2.04	8.19	3.47	0	0	0	0
Clase de anélido sin identificar	0	0	0	0	0.48	3.08	4.32	2.62

Gastropoda	1.73	18.37	2.18	7.43	0.32	3.08	0.09	1.16
Malacostraca								
Decapoda	0	0	0	0	0.16	1.54	3.03	1.58
Isopoda	55.02	65.31	48.78	56.37	43.72	69.23	37.73	50.23

Tabla 2 Composición de la dieta de *L. spectabilis* y *L. zweifeli* al nivel taxonómico de familia. Se muestran los porcentajes numérico (%N), de frecuencia de ocurrencia (%FO), y del peso (%P), y el índice de importancia relativa (VI). Dentro de los cuadros se muestran los tipos de presa cuyo porcentaje acumulado conforma al menos el 50% de la dieta considerando %N y %P, y más del 40% considerando %FO y VI

	L. spectabilis				*L. zweifeli*			
Tipo de presa	%N	%FO	%P	VI	%N	%FO	%P	VI
Anura								
Ranidae	0	0	0	0	0.41	3.39	9.79	4.53
Araneae								
Gnaphosidae	0.43	4.26	0.18	1.62	0.62	5.08	0.38	2.03
Lycosidae	4.91	36.17	4.91	15.33	4.13	23.73	4.82	10.89
Salticidae	0.21	2.13	0.06	0.80	0	0	0	0
Tengellidae	0	0	0	0	0.21	1.69	0.01	0.64
Tetragnathidae	2.99	23.40	0.82	9.07	4.55	22.03	1.12	9.23
Scorpiones								
Vaejovidae	0	0	0	0	0.21	1.69	0.11	0.67
Trombidiformes								
Bdellidae	0	0	0	0	0.21	1.69	0	0.63
Blattodea								
Blattellidae	0.21	2.13	0.44	0.93	0	0	0	0
Coleoptera								
Cantharidae	0.21	2.13	0.02	0.79	0	0	0	0
Carabidae	1.07	8.51	2.36	3.98	0.41	3.39	1.68	1.83
Curculionidae	0.21	2.13	0.01	0.79	0	0	0	0
Elateridae	1.07	10.64	0.40	4.03	1.03	5.08	1.01	2.38
Hydrophilidae	0	0	0	0	0.21	1.69	0.03	0.64
Lampyridae	1.07	8.51	0.30	3.29	0	0	0	0
Larva Cantharidae	0.43	2.13	0.08	0.88	0.62	3.39	0.07	1.36
Larva Dytiscidae	0.21	2.13	0.13	0.83	0	0	0	0
Larva Elmidae	0	0	0	0	1.24	8.47	0.25	3.32

Larva Hydrophilidae	0.43	4.26	0.03	1.57	0.83	6.78	0.16	2.59
Larva Lampyridae	0	0	0	0	1.24	6.78	1.88	3.30
Limnichidae	0	0	0	0	0.21	1.69	0	0.63
Merylidae	0.21	2.13	0.00	0.78	0	0	0	0
Scarabaeidae	3.63	17.02	17.99	12.88	1.24	10.17	13.14	8.18
Staphylinidae	1.07	10.64	1.54	4.42	0.21	1.69	0.00	0.63
Collembola								
Sminthuridae	0.21	2.13	0	0.78	0.62	3.39	0	1.34
Dermaptera								
Forficulidae	0	0	0	0	1.03	5.08	0.31	2.14
Diptera								
Ceratopogonidae	0.21	2.13	0.01	0.78	0	0	0	0
Culicidae	0.85	4.26	0.29	1.80	0	0	0	0
Ephydridae	0.21	2.13	0	0.78	0.21	1.69	0	0.63
Larva Ceratopogonidae	0	0	0	0	0.21	1.69	0.25	0.72
Larva Stratiomyidae	0.64	6.38	1.28	2.77	0.62	5.08	1.56	2.42
Sciomyzidae	0	0	0	0	0.21	1.69	0	0.63
Larva Tipulidae	0.21	2.13	0.79	1.04	0.41	3.39	1.24	1.68
Tipulidae	3.21	25.53	2.39	10.38	4.55	20.34	4.31	9.73
Ephemeroptera								
Baetidae	0	0	0	0	0.62	1.69	0.01	0.78
Hemiptera								
Belostomatidae	0	0	0	0	0.21	1.69	0.01	0.64
Hebridae	0.43	2.13	0.00	0.85	0.62	5.08	0.02	1.91
Vellidae	0	0	0	0	1.45	1.69	0.09	1.08
Homoptera								
Cimicidae	0	0	0	0	0.21	1.69	0	0.63
Hymenoptera								
Apidae	0	0	0	0	0.21	1.69	1.04	0.98
Braconidae	0.43	4.26	0.24	1.64	0	0	0	0
Formicidae	3.42	19.15	0.32	7.63	9.71	15.25	0.72	8.56
Ichneumonidae	0.21	2.13	0.01	0.78	0	0	0	0
Scelionidae	0.21	2.13	0	0.78	0.21	1.69	0.00	0.63
Lepidoptera								
Geometridae	0	0	0	0	0.41	3.39	0.89	1.56
Larva Erebidae	0	0	0	0	0.21	1.69	2.52	1.47
Pyralidae	0.43	4.26	0.87	1.85	0.21	1.69	0.08	0.66
Phasmatodea								
Heteronemiidae	0.21	2.13	0.01	0.78	0	0	0	0
Trichoptera								
Hydropsichidae	2.56	17.02	0.71	6.77	3.72	11.86	5.28	6.96
Scolopendromorpha								

Scolopendridae	0.21	2.13	9.17	3.84	0	0	0	0
Isopoda								
Armadillidiidae	67.95	68.09	54.62	63.55	56.82	76.27	47.20	60.09

En lo que respecta a la variación en la composición de la dieta entre los horarios del día y la época, se encontraron diferencias entre horarios considerando el número de elementos por tipo de presa a nivel de orden (Tabla 3). Las presas que contribuyeron más a esta variación fueron Isopoda y Araneae, consumidas en mayor medida por la noche (Tabla 4). Por el contrario, para el peso por tipo de presa no hubo diferencias, tampoco para el número y peso a nivel de familia. El índice estandarizado de Levins arrojó que tanto en secas como en lluvias, y considerando ambos niveles taxonómicos (orden y familia) y proporciones (numérica y de peso) la amplitud de la dieta es relativamente estrecha. No obstante, se observó un ligero aumento en la época de lluvias considerando la proporción del peso a nivel de orden (Tabla 5).

Tabla 3 Resultados de los ANOSIM de dos vías. Encerrado en un cuadro, se muestra el único valor significativo de p.

			L. spectabilis		***L. zweifeli***	
Nivel taxonómico	Proporción	Variable temporal	R	p	R	p
Orden	Numérica	Época	-0.01	0.64	-0.001	0.46
		Horario	0.07	0.04	0.004	0.41
	Peso	Época	0.003	0.41	-0.01	0.6
		Horario	0.01	0.29	0.004	0.42
Familia	Numérica	Época	0.02	0.19	-0.02	0.65
		Horario	0.01	0.35	-0.006	0.5
	Peso	Época	0.03	0.15	-0.03	0.81
		Horario	0	0.41	0.01	0.28

Tabla 4 Resultados del análisis SIMPER, mostrando los dos órdenes que más contribuyeron a las diferencias en la composición de la dieta de *L. spectabilis* entre horarios del día, considerando las proporciones numéricas de los tipos de presas consumidos.

Orden	%Contribución	%Acumulado	Promedio día	Promedio noche
Isopoda	43.58	43.58	3.58	9.78
Araneae	12.37	55.95	1.23	1.57

Por otro lado, los organismos de *L. zweifeli* tuvieron una LHC promedio de 56.78 ± 1.87 mm y un peso de 25.93 ± 2.76 g. Se observó que 55% de los individuos con contenido estomacal consumieron material vegetal. La dieta de esta especie está compuesta por seis clases: Amphibia, Arachnida, Gastropoda, Insecta, Malacostraca y una clase sin identificar que pertenece al phylum Annelida. Se agruparon 29 categorías que corresponden a 21 órdenes, y 38 categorías que corresponden a 36 familias. Las presas con un mayor valor de importancia a nivel de orden fueron Isopoda (50.23%), Araneae (29.04%), Coleoptera (20.74%) y Diptera (14.72%). De manera particular, Isopoda (43.72%) y Araneae (14.47%) fueron las presas dominantes en cuanto a %N; Isopoda (69.23%), Araneae (66.15%) y Coleoptera (43.08%) en cuanto a %FO; e Isopoda (37.73%) y Coleoptera (13.88%) en cuanto a %P (Tabla 1). Las presas con un mayor valor de importancia a nivel taxonómico de familia fueron Armadillidiidae (60.09%), Lycosidae (10.89%), Tipulidae (9.73%) y Tetragnathidae (9.23%). Específicamente, Armadillidiidae fue la presa dominante en cuanto a %N (56.82%) y %FO (76.27%); y finalmente, Armadillidiidae (47.2%) y Scarabaeidae (13.14) en cuanto a %P (Tabla 2). Cabe mencionar que en dos individuos se encontraron restos de dos *Lithobates sp.* (un individuo consumido por cada rana), estas presas correspondieron a un organismo metamorfo y uno recién metamorfoseado.

En el análisis de similitud de composición de la dieta, no se observaron diferencias entre épocas y horarios a ningún nivel de identificación taxonómica de las presas

(Tabla 3). La amplitud del nicho trófico para esta especie también fue estrecha considerando ambos niveles de identificación taxonómica y proporciones (Tabla 5). A pesar de esto, se encontró una mayor amplitud considerando el peso de las presas a nivel de orden en la época de secas, y el número de las presas a nivel de orden en la época de lluvias.

Tabla 5 Amplitud del nicho trófico (Bα) de *L. spectabilis* y *L. zweifeli* por épocas, nivel taxonómico y tipo de proporción de las presas.

Nivel taxonómico	Proporción	***L. spectabilis*** Bα			***L. zweifeli*** Bα		
		Secas	Lluvias	Total	Secas	Lluvias	Total
Orden	Numérica	0.14	0.09	0.09	0.12	0.2	0.11
	Peso	0.09	0.18	0.11	0.22	0.15	0.15
Familia	Numérica	0.08	0.03	0.03	0.06	0.09	0.05
	Peso	0.08	0.07	0.05	0.13	0.08	0.07

Se observó que la sobreposición del nicho trófico entre ambas especies fue muy elevada tanto a nivel de orden, considerando las proporciones numéricas (Ojk = 0.98) y del peso (Ojk = 0.94), como a nivel de familia, para las proporciones numéricas (Ojk = 0.98) y del peso (Ojk = 0.96).

En *L. spectabilis s*e encontró que la LHC está correlacionada de manera positiva con el peso del contenido estomacal (R= 0.58, p< 0.0001), y con el número de elementos consumidos (R= 0.30, p= 0.031). También se observó que el peso de los organismos está positivamente correlacionado con el peso del contenido estomacal (R= 0.54, p< 0.0001); en cambio, no se encontró correlación con el número de elementos consumidos (R= 0.25, p= 0.07). Para el caso de *L. zweifeli*, se observó que existe una correlación positiva de la LHC con el peso del contenido estomacal

(R= 0.53, p< 0.0001), pero no con el número de elementos (R= 0.14, p= 0.24); igualmente, se observó que el peso de los organismos está correlacionado de forma positiva con el peso del contenido estomacal (R= 0.59, p< 0.0001), pero no con el número de elementos (R= 0.14, p= 0.25).

En *L. spectabilis* no se encontraron diferencias en el peso del contenido ni entre horarios (H= 3.17, p= 0.07) ni épocas (H= 2.77, p= 0.09; Figura 6a). No obstante, se encontraron diferencias en el número de elementos consumidos entre los horarios (H= 5.49 p= 0.019), con un mayor consumo de ítems en el horario nocturno; sin embargo, no hubo diferencias en el número de presas consumidas entre épocas (H= 1.96, p= 0.16; Figura 6b). Por otra parte, en *L. zweifeli* se encontraron diferencias en el peso del contenido estomacal entre épocas (H= 5.57, p= 0.018) siendo mayor en lluvias; no obstante, no se encontraron diferencias entre horarios (H= 2.82, p= 0.09; Figura 7a). Adicionalmente, se encontraron diferencias en el número de elementos consumidos entre horarios (H= 10.08, p= 0.0015), con un mayor consumo por la noche, pero no se encontraron diferencias en el número de ítems entre épocas (H= 3.08, p= 0.07; Figura 7b).

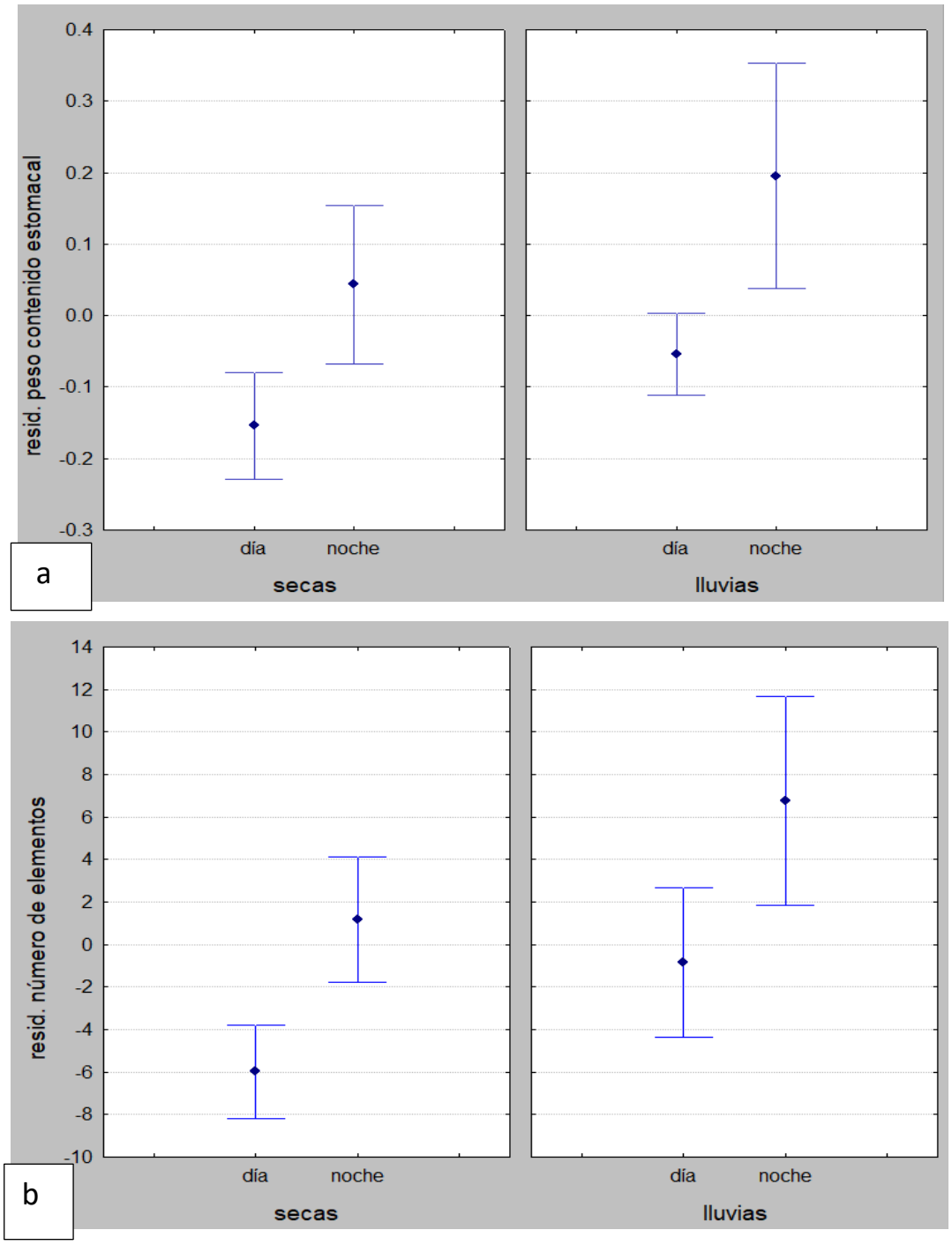
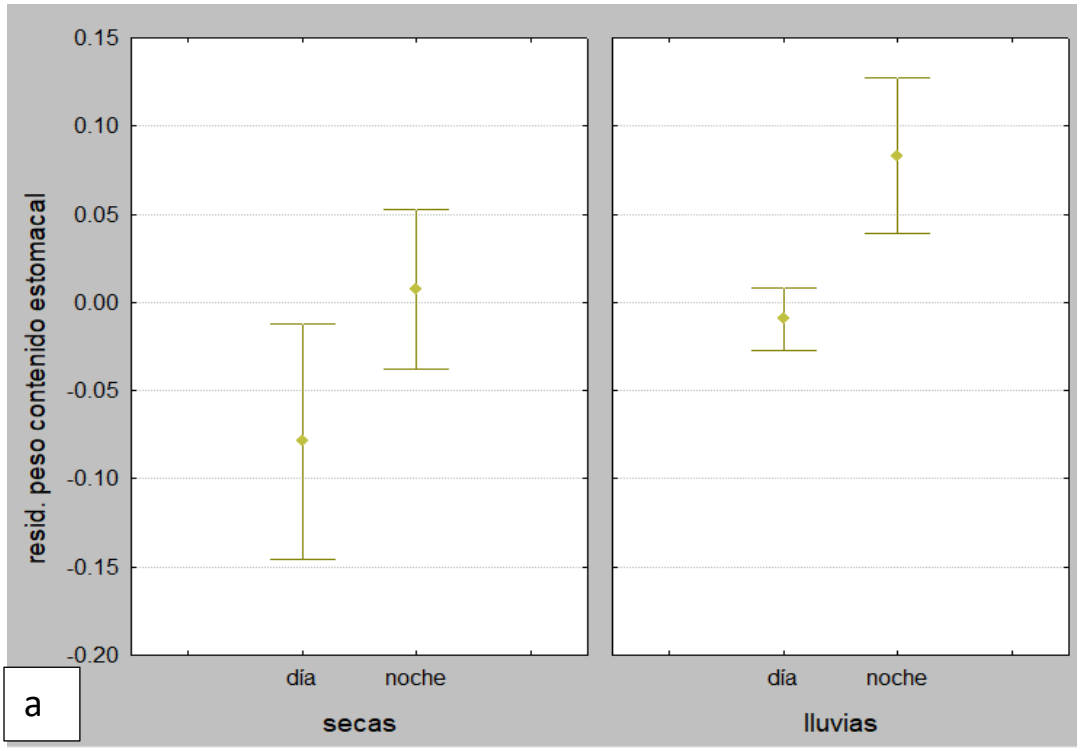


Figura 6 Comparación de los residuales a) del peso del contenido estomacal y b) el número de los elementos consumidos por *L. spectabilis*. Los datos se muestran categorizados por época y estos agrupados por horario.



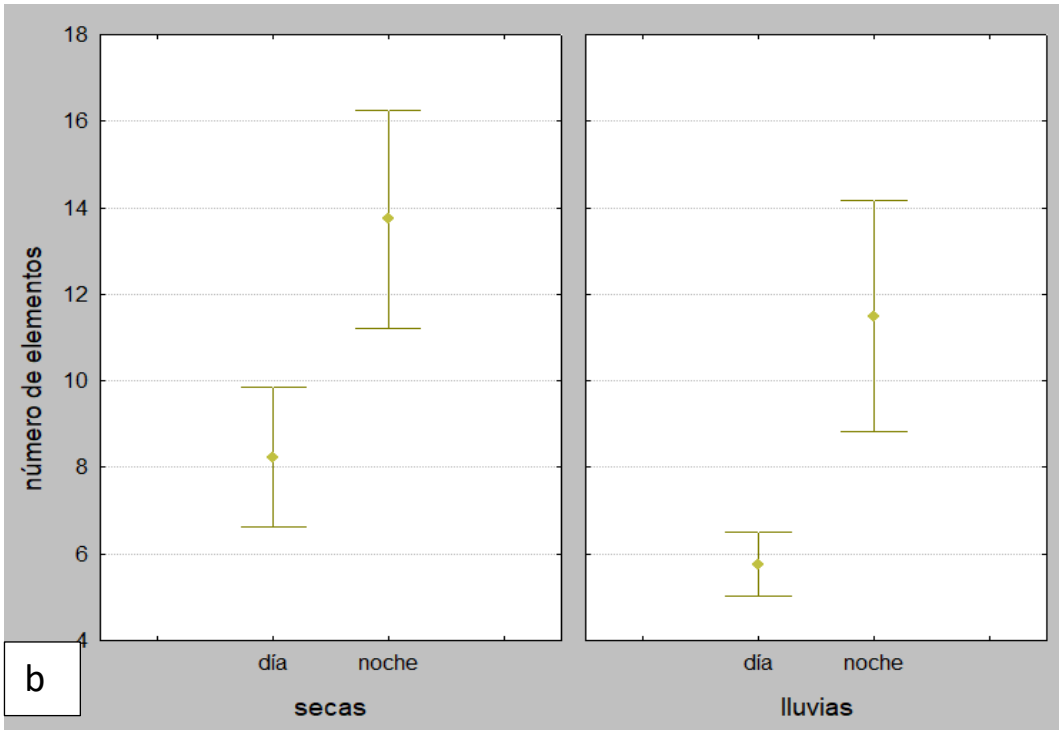


Figura 7 Variación de a) los residuales del peso del contenido estomacal y b) el número de los elementos consumidos por *L. zweifeli*. Los datos se muestran categorizados por época y estos agrupados por horario.

DISCUSIÓN

En este trabajo se analizó la composición de la dieta de dos especies de anuros simpátricas. Considerando dos niveles taxonómicos de las presas (orden y familia) se pudo observar que *L. spectabilis* y *L. zweifeli* tienen dietas muy similares. Los isópodos y particularmente los pertenecientes a la familia Armadillidiidae fueron los más consumidos por ambas especies, considerando el número, frecuencia de ocurrencia y peso, y por ende el valor de importancia. Este no es el primer caso de consumo de isópodos por anuros, ya que se ha registrado en otros estudios realizados con las mismas especies estudiadas aquí, *Hyla arborea* y *Rana draytonii*, pero no fueron catalogados como un elemento principal (Hayes & Tennant ,1985; Kovács et al., 2007; Barrios-Damián, 2006; Mendoza-Estrada et al., 2008). No obstante, Ortíz-Serrato et al. (2014) encontraron que isópodos de la familia Armadillidiidae fueron las presas más consumidas en individuos de *L. catesbeianus* con una talla ≤ 86 mm.

Las cochinillas (como comúnmente se les conoce a los isópodos), son terrestres cosmopolitas; en México se encuentran ampliamente distribuidas (Mulaik, 1960). Estos organismos habitan áreas abiertas, como pastizales, praderas y zonas rocosas (Warburg et al., 1984). Se ha observado que se alimentan de materia vegetal muerta, por lo que juegan un papel importante en la dinámica de la estructura del suelo (Paris, 1963; Souty-Grosset et al., 2005). Durante la época de lluvias las poblaciones de la cochinilla *Armadillidium vulgare* se encuentran en la superficie del suelo o en la tierra suelta, mientras que en la época más seca pueden refugiarse bajo el suelo o agruparse (Paris, 1963). Las cochinillas suelen agregarse con el fin de perder una cantidad mínima de agua, dicha estrategia está muy ligada a la temperatura y se lleva a cabo en un rango de 20-30°C (Warburg et al., 1984). También, es común que se refugien cerca de plantas que están húmedas debido a la condensación de vapor de agua (Paris, 1963). Considerando esta información en conjunto, es probable que los isópodos hayan sido una presa altamente consumida debido a que la zona de estudio es rocosa; además de que el río Ameyalpa está

rodeado por pastizales. Igualmente, la segunda presa en importancia consumida, arañas de la familia Lycosidae, son encontradas en tierra húmeda, con frecuencia en pantanos, zonas fangosas, y pastizales (Ubick et al., 2005). Dadas las condiciones climáticas y fisiográficas en las que se encuentran los matorrales, actividades antropogénicas como la agricultura o ganadería se ven limitadas. Por lo que, los matorrales son las zonas en las hay menor intervención humana en comparación con otros tipos de vegetación (Rzedowski, 2006). Se pudo observar que en el área de estudio no existen cultivos, por lo que la presencia de pastizales adyacentes pudo ser un factor importante para el alto consumo de isópodos y en menor medida de arañas.

Puesto que los isópodos son las presas principales y debido a la dominancia que tienen frente a las otras presas consumidas por las dos especies estudiadas aquí, se podría sugerir que ambas tienden a la especialización. No obstante, en otras poblaciones de estas mismas especies se ha reportado que el tipo de alimentación es generalista y que la composición de la dieta es diferente a lo reportado aquí (Barrios-Damián, 2006; Mendoza-Estrada et al., 2008; Woolrich-Piña et al., 2017). De forma similar, se observa que la alimentación es generalista en otras especies del género *Lithobates* (Rodríguez-Blanco, 1990; Daza-Vaca & Castro-Herrera, 1999; Ramírez-Bautista & Lemos-Espinal, 2004; Hernández-Austria et al., 2019). Comparando la variación geográfica de la dieta de otras especies del género con la de las estudiadas aquí, se refuerza la idea de que la alimentación de estas especies es de tipo generalista. Una causa plausible a lo anterior es que estas ranas habitan tanto microhábitats acuáticos como terrestres, lo que conlleva a la ingesta de una variedad amplia de presas de distintos hábitos (Mendoza-Estrada et al., 2008).

A lo largo de un continuo, se han clasificado dos modos de forrajeo: 1) el tipo “sit & wait” (por su traducción, sentarse y esperar) es una estrategia en la que la búsqueda de las presas tiene bajo costo energético pues el organismo se mantiene estacionario y captura a sus presas hasta que se desplazan dentro de su campo de visión (Vitt & Caldwell, 2009). Consumen un bajo número de presas que son grandes y móviles (Toft, 1981). Por otro lado, 2) los forrajeadores activos se mueven

por el ambiente buscando a sus presas, lo que involucra un mayor gasto energético en la búsqueda pero menor en la captura (Vitt & Caldwell, 2009), ya que consumen un mayor número de presas que con frecuencia están agrupadas o son inmóviles, además de ser de tamaño pequeño (Toft, 1981). Esta clasificación está relacionada con el grado de especialización de la dieta, de tal manera que los forrajeadores pasivos tienden a ser generalistas, y los forrajeadores activos son especialistas. Con base en lo anterior, y tomando en cuenta que las dos especies tienen dietas generalistas, se apoya la idea de que presentan un modo de forrajeo “sit & wait”, pues la ingesta del alimento constó de presas de tamaño grande en comparación con los forrajeadores activos que consumen presas de tamaño pequeño como termitas o colémbolos (e. g. Lima & Moreira, 1993; Garcia de Oliveira & Haddad, 2015).

En este trabajo se muestreó en dos horarios: 1) de18:00 a 21:00 h con la ejecución de los lavados estomacales entre 21:00 y 22:00 h y 2) entre 03:00 y 06:00 h, para este horario los lavados estomacales se realizaron de 05:00 a 06:30 h aproximadamente. La evaluación de la dieta en una escala temporal estrecha como la hora del día deja entrever la eficacia de los resultados, ya que no se sabe con certeza si el contenido estomacal obtenido en cierto momento corresponde al horario al que fue asignado; dependiendo principalmente de la tasa de digestión de los organismos. En este sentido, Woolbright & Stewart (1987) analizaron el tiempo en que machos de *E. coqui* digieren su alimento. Realizaron pruebas de laboratorio en las que suministraron artrópodos a individuos de diferente tamaño, y posteriormente hicieron lavados estomacales cada dos horas en un período de 2 a 14 h. Demostraron que al efectuar los lavados estomacales dentro de las primeras 6 h después de alimentar a los anuros, los elementos del contenido estomacal estaban intactos; después de 8 h podían observarse fragmentos de elementos consumidos; y después de 14 h una porción menor al 20% del alimento fue recuperado. Con base en lo anterior, lo más probable es que los ránidos capturados en este estudio hayan forrajeado dentro de un período de 14 h antes de haberles realizado la técnica del lavado estomacal. Es decir, los individuos que regurgitaron por la noche obtuvieron la mayor parte de su alimento durante el día, mientras que

los que regurgitaron por las primeras horas de la mañana lo hicieron durante la noche. El amplio rango de los horarios de forrajeo podría favorecer la similitud de las dietas, aunado a que no hubo diferenciación entre microhábitats (bajo el agua, sobre rocas o en pasto a la orilla de cuerpos de agua), lo que implica la coexistencia de estas poblaciones.

Tanto *L. spectabilis* como *L. zweifeli* forrajean por el día y por la noche. Particularmente, la composición de la dieta considerando la proporción numérica de los órdenes en *L. spectabilis* varió a lo largo del día, siendo que por la noche consumió más cochinillas y arañas que en el día. En cambio, la composición de la dieta considerando la proporción del peso de las presas (tanto en órdenes como en familias) fue similar entre horarios y épocas. Así mismo en *L. zweifeli,* la composición de la dieta fue similar entre horarios y épocas si se toman en cuenta las proporciones de número y peso (en órdenes y familias). Resultados parecidos fueron observados por Wallis et al. (2016), quienes analizaron los hábitos alimentarios a nivel temporal (por la tarde y por la noche) de *E. coqui* en Hawaii. Observaron que esta especie forrajea en ambos horarios y que la composición de la dieta fue similar. Por otro lado, la abundancia de los isópodos en ambientes áridos es mayor en los meses de mayo y junio (Warburg et al., 1984), y en ambientes semiáridos la mayor abundancia está correlacionada con el periodo de lluvias (Kheirallah, 1980). Asimismo, la actividad diaria de estos organismos oscila entre las 18:00 y 24:00 h, y entre las 06:00 y 10:00 h (Paris, 1963). Estas variaciones se deben a factores climáticos como la lluvia, la humedad del aire o del sustrato (Warburg et al., 1984). En este sentido, es probable que la abundancia de los isópodos en el sitio de estudio no haya variado de manera significativa, lo que se refleja en la similitud de la composición de la dieta entre épocas y horarios; y mayor consumo de isópodos por la noche.

Por otra parte, en *L. spectabilis* se observó que conforme aumenta la LHC incrementa el número de elementos consumidos y el peso del contenido estomacal. Aunque el peso del contenido estomacal aumenta cuando incrementa el peso de los organismos, esta última variable fue menos influyente que la LHC. Lo mismo fue

observado en *L. zweifeli*, pues conforme aumenta el peso y la LHC de los organismos también el peso del contenido estomacal. El número de presas consumidas por *L. johni* y *L. berlandieri* no está correlacionado con la LHC (Hernández-Austria et al., 2019). En cambio, en *L. catesbeianus*, el peso del contenido estomacal estuvo correlacionado positivamente con la LHC (Ortiz-Serrato et al., 2014). Por otra parte, en cuanto un organismo se alimenta, adquiere energía que es utilizada para tres procesos primarios: crecimiento, mantenimiento y reproducción (Vitt & Caldwell, 2009). En este estudio, las correlaciones fueron hechas sin distinguir clases de edad; por esta razón, es probable que las relaciones del número de presas consumidas y el peso del contenido estomacal con la LHC sean porque las ranas de mayor tamaño tienen mayores requerimientos energéticos como la reproducción.

Quitando el efecto de las variables morfométricas de los organismos, se pudo observar que en *L. spectabilis* hubo variación en el número de elementos consumidos entre los horarios, siendo el nocturno en el que hay mayor consumo de presas, pero el peso del contenido estomacal no varió entre horarios ni entre épocas, así como el número de los elementos entre las épocas. A la par, *L. zweifeli* reflejó de igual forma que consume mayor número de elementos por la noche, pero el peso del contenido estomacal entre los horarios no varió. Aunque el número de elementos consumidos no varió entre épocas, el peso del contenido estomacal fue mayor en la época de lluvias. De forma similar, Wallis et al. (2016) registraron que *E. coqui* consume mayor número de elementos y volumen de las presas por la noche. Conocer el número de presas que son consumidas por los individuos puede brindarnos información sobre su comportamiento de forrajeo (Magnusson et al., 2003); es decir, es posible visualizar mejor el esfuerzo que ejerce un organismo al seleccionar y capturar sus presas (Hyslop, 1980). Aunque el volumen del contenido proporciona mayor información sobre la contribución energética que puede aportar cada tipo de presa, además de indicar cambios estacionales en la actividad de alimentación (Hyslop, 1980), el uso del peso en sustitución del volumen puede ser un método aún más directo y exacto para ser medido (Magnusson et al., 2003). Pese a que no se pudo corroborar si los anfibios estudiados aquí se encontraban

alimentándose a la hora de la recolecta, se reafirma que *L. spectabilis* y *L. zweifeli* tienen un amplio rango de actividad a lo largo del día con un modo de forrajeo sit & wait que por la noche se intensifica. Aun cuando la mayor actividad del forrajeo es nocturna, esta no interfiere en la obtención de nutrientes ya que el peso del contenido estomacal no varió a lo largo del día.

Con respecto al nivel temporal de época, la actividad de las dos especies se comportó de forma diferente, puesto que en *L. spectabilis* la actividad del forrajeo y la ingesta energética no varió entre las épocas. En cambio, en *L. zweifeli* la actividad del forrajeo no cambió entre las épocas, pero en lluvias la obtención energética fue mayor. En otras especies como *L.* vaillanti se observó que consumió un mayor número de presas; y de forma equiparada al peso del contenido estomacal, mayor volumen del contenido estomacal en la época de lluvias que en la de secas (Luría-Manzano & Ramírez-Bautista, 2019). Sin embargo, en *L. johni* y *L. berlandieri* el mayor número presas consumidas y volumen del contenido en las dos especies fue en la época seca (Hernández-Austria et al., 2019). El tipo de vegetación en que se evaluó la dieta de *L. vaillanti* es bosque tropical perennifolio, y de *L. johni* y *L. berlandieri* es bosque tropical caducifolio; ambos contrastan con el tipo de vegetación en el que habitan *L. spectabilis* y *L. zweifeli* del trabajo presente. En el bosque tropical caducifolio la estacionalidad es muy marcada, siendo la época seca caracterizada por varios meses consecutivos; y en el bosque tropical perennifolio el periodo de secas sólo abarca de tres a cinco meses. Contrario a lo anterior, en el matorral la lluvia es escasa y suele ser irregular, además de variar de un año a otro (Rzedowski, 2006). Las predicciones sugeridas aquí no fueron las obtenidas, probablemente debido a lo anteriormente dicho. Habitar un tipo de vegetación con una estacionalidad relativamente menos marcada e irregular conlleva a que las poblaciones de invertebrados sean menos afectadas por los cambios climáticos, de ahí que en ambas especies el número de presas consumidas no haya variado a lo largo del año. Por otro lado, para el caso del contenido estomacal es probable que *L. zweifeli* haya consumido presas de mayor tamaño, las cuales proveen mayor masa y energía, y así tenga una mejor optimización del alimento.

A nivel general, las dos especies mostraron valores de amplitud similares; a pesar de esto, en *L. zweifeli* se encontraron valores más amplios. En *L. spectabilis* los valores más estrechos y más amplios fueron encontrados en la época de lluvias considerando el número de presas a nivel taxonómico de familia y el peso de las presas a nivel de orden, respectivamente. Por su parte, *L. zweifeli* tuvo los valores más bajos y más altos en la época de secas considerando el número de las presas a nivel de familia y el peso a nivel de orden, respectivamente. Barrios-Damián (2006) obtuvo que la amplitud en *L. spectabilis* tuvo valores medios, y observó una mayor amplitud en la época de secas, contrario a lo observado por Woolrich-Piña et al. (2017) quienes registraron que esta especie presenta una mayor amplitud de nicho trófico en la época de lluvias tomando en cuenta el volumen y el número de las presas. A la par y de acuerdo con lo registrado por Mendoza-Estrada et al. (2008), la amplitud de nicho trófico de *L. zweifeli* fue relativamente baja; sin embargo, se observó mayor amplitud de nicho en la época de secas considerando el número de elementos consumidos. Estos resultados están relacionados con la variación geográfica de la dieta de las especies del género *Lithobates*. Adicionalmente, los individuos que tienen una alimentación generalista tienen una mayor amplitud de tipos de alimento (Schoener, 1971). Asimismo, se ha visto que cuando el alimento es escaso, los animales tienden a comer una mayor variedad de tipos de presa que las que consumen cuando hay un período de abundancia (Vitt & Caldwell, 2009). Lo dicho hasta aquí recalca que ambas especies son generalistas, pues como se ha mencionado hay una variación en la composición de la dieta a lo largo de su área de distribución. Considerando la teoría del forrajeo óptimo, parece que los resultados la sustentan sólo para la población de *L. zweifeli,* es decir, tiene una amplitud de nicho trófico alta cuando su ingesta en peso de las presas es baja. Aunque en este trabajo no se evaluó la disponibilidad de presas en el ambiente, es muy factible que para esta especie la época de secas sea poco favorable para el consumo de presas que le proveen mayor energía, por lo que la variedad de presas consumidas es mayor. A pesar de que *L. spectabilis* tiene una mayor amplitud de nicho trófico en la época de lluvias, parece que ambas épocas influyen de manera indistinta en el consumo de peso de las presas.

Por último, los valores de sobreposición de nicho entre estas especies son muy elevados; por ejemplo, en especies simpátricas como *L. johni* y *L. berlandieri*, el valor de sobreposición varía estacionalmente siendo mayor en secas que en lluvias (Hernández-Austria et al., 2019), mientras que en *L. vaillanti* y *L. brownorum* la sobreposición es baja si se considera la frecuencia y el volumen, sugiriendo que esto puede deberse al uso de diferentes microhábitats (Ramírez-Bautista & Lemos-Espinal, 2004). Se han clasificado tres dimensiones del recurso para los animales: hábitat, alimento y tiempo (Toft, 1985). Huey & Pianka (1983) argumentan que la información del tiempo de actividad relacionada con la sobreposición de la dieta no es del todo fidedigna ya que puede haber organismos asincrónicos en cuanto al horario de actividad con dietas similares o bien con dietas muy diferentes. Esto puede deberse a que las presas se encuentren en ambos horarios del día o más bien sean crepusculares. En este trabajo los altos valores de sobreposición podrían estar ligados al uso del mismo microhábitat, el amplio rango de actividad durante el día y la disponibilidad de cochinillas y arañas, lo que implica que tanto *L. spectabilis* como *L. zweifeli* puedan coexistir en este sitio.

CONCLUSIONES

Pese a que previamente se han estudiado los hábitos alimentarios de *L. spectabilis* y *L. zweifeli*, no se habían evaluado en poblaciones simpátricas ni analizado su variación en distintos horarios. La mayoría de los anuros son de hábitos nocturnos; sin embargo, existen algunas especies (e.g. de hílidos) que pueden estar activas tanto en el día como en la noche (Wells, 2007; Vitt & Caldwell, 2009), pero se desconocen las actividades que llevan a cabo durante el día. En este sentido, este es el primer trabajo en México que evidencia que la alimentación de *L. spectabilis* y *L. zweifeli* no es estrictamente nocturna, ocurriendo en un horario amplio, aunque fue evidente que el mayor consumo de presas es por la noche en ambas especies. El conocimiento sobre la actividad nocturna y diurna de estos ránidos podría ser útil

para el establecimiento de horarios de muestreo en futuros trabajos, además de poder dar pauta a futuras investigaciones. Por ejemplo, resultaría interesante analizar directamente la actividad de forrajeo a lo largo del día para un mejor entendimiento del comportamiento forrajeador. Adicionalmente, es importante saber si estas especies realizan algún otro tipo de actividad durante el día y la tarde (e.g. termorregulación, reproducción), lo cual permitiría tener un conocimiento más amplio de la variación a lo largo del día en sus atributos comportamentales y ecológicos.

La comparación de este trabajo con otros realizados con distintas poblaciones a lo largo de la distribución de *L. spectabilis* y *L. zweifeli*, permitió tener una visión más completa del nicho trófico de estas especies. De esta manera, la considerable variación geográfica de la composición de la dieta y la amplitud del nicho trófico en ambas especies sustenta la idea de que su alimentación es de tipo generalista. Además, el uso de microhábitats terrestres y acuáticos jugó un papel importante ya que hubo consumo de presas tanto de hábitos terrestres como acuáticos. Debido a que las poblaciones analizadas hasta el momento ocupan hábitats con diferentes condiciones ambientales, surgen nuevas preguntas en torno al consumo de las presas más importantes, como saber si hay otros factores que intervienen, además de la disponibilidad, como el sabor o aporte nutricional que estas proveen.

Finalmente, las dos especies estudiadas son del mismo género, tienen un uso del microhábitat similar, y presentaron una composición de la dieta muy similar. A pesar de esto, en el presente estudio se encontró que estas especies pueden responder diferencialmente a la variación temporal, tanto estacional como a lo largo del día. En este sentido, *L. zweifeli* estuvo más influenciada por la variación estacional que *L. spectabili*s, ya que el peso del contenido estomacal fue el único atributo de la dieta que varió entre épocas para esta especie. Por otro lado, *L. spectabilis* fue la única especie que presentó variación en la composición de la dieta entre horarios, aun cuando esta variación solo fue evidente considerando la proporción numérica de los órdenes de presas. Esta información en conjunto evidencia la importancia de los estudios de especies en simpatría.

REFERENCIAS

Anderson, A. M., Haukos, D. A. & Anderson, J. T. (1999). Diet composition of three Anurans from the Playa Wetlands of Northwest Texas. *Copeia, 1999*(2), 515-520.

Barrios-Damián, M. (2006). Hábitos alimentarios de *Rana spectabilis* Hillis & Frost, 1985 (Anura: Ranidae) en la Reserva Estatal Sierra de Montenegro, Morelos, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma del Estado de Morelos.

Biavati, G. M., Wiederhecker, H. C. & Colli, G. R. (2004). Diet of *Epipedobates flavopictus* (Anura: Dendrobatidae) in a Neotropical Savanna. *Journal of Herpetology 38*(4), 510-518.

Blaustein A. R. & Bancroft, B. A. (2007). Amphibian population declines: Evolutionary considerations. *BioScience, 57*(5), 437-444.

Blaustein, A. R. & Wake D. B. (1990). Declining amphibian populations: A global phenomenon? *Tree*, *5*(7), 203-204.

Bossuyt, F., Brown, R. M., Hillis, D. M., Cannatella, D.C. & Milinkovitch, M.C. (2006). Phylogeny and biogeography of a cosmopolitan frog radiation: late cretaceous diversification resulted in continent-scale endemism in the Family Ranidae. *Systematic Biology, 55*(4), 579-594.

Canseco-Márquez, L. & Gutiérrez-Mayén, G. (2010). Anfibios y Reptiles del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO)-Fundación para la Reserva de la Biosfera Cuicatlán A. C.-Benemérita Universidad Autónoma de Puebla (BUAP).

Clarke, K. R. (1993). Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology, 18,* 117-143.

Cogãlniceanu, D., Palmer, M. W. & Ciubuc, C. (2000). Feeding in anuran communities on island in the Danube floodplain. *Amphibia-Reptilia, 22,* 1-19.

Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). (2017, Portal de Geoinformación. Disponible en: http://www.conabio.gob.mx/informacion/gis/. Consultado el 19 de abril de 2019.

Daza-Vaca, J. D. & Castro-Herrera, F. (1999). Hábitos alimenticios de la rana toro (*Rana catesbeiana*) Anura: Ranidae, en el Valle del Cauca, Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias exactas, físicas y naturales, 23*(184), 265-274.

Donnelly, M. A., Guyer, C. Juterbock, J. E. & Alford, R. A. (1994). Techniques for Marking Amphibians. En Heyer, W. R., Doneelly, M. A., McDiarmid, R. W., Hayek, L.-A. C. & Foster, M. S. (Eds.), Measuring and monitoring biological diversity: Standard methods for amphibians (p.p. 277-284), USA: Smithosian Institution.

Flores-Villela, O., Mendoza-Quijano, F. & González-Porter, G. (1995). Recopilación de claves para la determinación de anfibios y reptiles de México. *Publicaciones especiales del Museo de Zoología,* 10, 1-285.

Frías-Álvarez, P., Zúñiga-Vega, J. J. & Flores-Villela, O. (2010). A general assessment of the conservation status and decline trends of Mexican amphibians. *Biodiversity and Conservation, 19*, 3699-3742.

Frost, D. R. (2019). Amphibian Species of the World: an Online Reference. Version 6.0 Electronic Database Disponible en: http://research.amnh.org/herpetology/amphibia/index.html. American Museum of Natural History, New York, USA. Consultado el 20 de mayo de 2019.

Garcia de Oliveira, E. & Haddad, C. F. B. (2015). Diet seasonality and feeeding preferences of *Brachycephalus pitanga* (Anura: Brachycephalidae). *Journal of Herpetology, 49*(2), 252-256.

Halliday, T. R. (2008). Why amphibians are important. *International Zoo Yearbook, 42*(1), 7-14.

Hammer, Ø., Harper , D. A. T. & Ryan, P. D. (2001) PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. Paleontologia Electronica, 4(1), 9.

Hayes, M. P. & Tennant, M. R. (1985). Diet and feeding behavior of the California Red-Legged Frog, *Rana aurora draytonii* (Ranidae). *The Southwestern Naturalist, 30*(4)*,* 601-605.

Hernández-Austria, R., Luría-Manzano, R. & Ramírez-Bautista, A. (2019). Variation in feeding habits between two syntopic frog species (Genus *Lithobathes)* of a tropical habitat in the Atlantic Versant of Mexico. *Journal of Herpetology, 53*(4), 289-296.

Hillis, D. & Frost, J. S. (1985). Three new species of leopard frogs (*Rana pipiens* complex) from the Mexican plateau. *Occasional paper of the Museum of Natural History, 117*, 1-14.

Hillis, D., Frost, J. S. & Webb, R. G. (1984). A new species of frog of the *Rana tarahumarae* group from southwestern Mexico. *Copeia, 1984*(2), 398-403.

Huey, R. B. & Pianka, E. R. (1983). Temporal separation of activity and interspecific dietary overlap. En Huey, R. B., Pianka, E. R. & Schoener, T. W. (Eds.). Lizard Ecology: Studies of a model organism (pp. 281-296), USA: Harvad University Press.

Hughes, R. N. (1993). Introduction. En: Hughes R. N. (Ed.). Diet selection: an interdisciplinary approach to foraging behavior (pp. 1-9), Oxford: Blackwell Scientific Publications.

Hyslop, E. J. (1980). Stomach content analysis. A review of methods and their application. *Journal of Fish Biology, 17*, 411-429.

INEGI. (2009). Prontuario de información geográfica municipal de los Estados Unidos Mexicanos: Tecali de Herrera, Puebla.

Instituto Nacional de Estadística y Geografía, 2014, Guía para la interpretación de cartografía. Uso de suelo y vegetación. Escala 1: 250, 000, serie V. México.

IUCN 2018. The IUCN Red List of Threatened Species. Version *2018-1*. Disponible en http://www.iucnredlist.org. Consultado el 05 de julio de 2018.

Kheirallah, A. M. (1980). Aspects of the distribution and community structure of isopods in the Mediterreanean coastal desert of Egypt. *Journal of Arid Enviroments, 1980*(3), 69-74.

Kovács, É.H., Sas, I., Covaciu-Marcov, S.-D., Hartel, T., Cupsa, D. & Groza, M. (2007). Seasonal variation in the diet of a population of *Hyla arborea* from Romania. *Amphibia-Reptilia, 28*, 485-491.

Krebs, C. J. (2014). Niche measures and resource preferences. En Krebs, C. J. *Ecological methodology* (pp.597-653), Canadá: Addison Wesley Longman.

Leclerc, J. & Courtois, D. (1993). A simple stomach flushing method for ranid frogs. *Herpetological Review, 24*(4), 142-143.

Legler, J. M. & Sullivan, L. J. (1979). The application of stomach-flushing to lizards and anurans. *Herpetologica, 35*(2)*,* 107-110.

Lima, A. P. & Moreira, G. (1993). Effects of prey size and foraging mode on the ontogenetic change in feeding niche of *Colostethus stepheni* (Anura: Dendrobatidae). *Oecologia, 95,* 93-102.

Luna-Reyes, R., Ramírez-Velázquez, A., Jiménez-Lang, O., García-Jímenez, M. A., Morales-Barrales, Y. Y., Zúñiga-Juárez, E. F., Sánchez-Estrada, J. P. & Aranda-Coello, J. M. (2010). Estrategia para la conservación de anfibios críticamente amenazados en Chiapas, México. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México. Secretaría de Medio Ambiente, Vivienda e Historia Natural (SEMAVIHN)-Conservación Internacional (CI)-Fondo de Alianzas para los Ecosistemas Críticos (CPEF).

Luría-Manzano, R. & Gutiérrez-Mayén, G. (2014). Reproduction and diet of *Hyla euphorbiacea* (Anura: Hylidae) in a pine-oak forest of southeastern Puebla, Mexico. *Vertebrate Zoology, 64*(2), 207-213.

Luría-Manzano, R. & Ramírez-Bautista, A. (2019). Dietary composition and selection in the stream-breading anuran assemblage from a tropical wet forest in Eastern Mexico. *Acta Oecologica 98*, 36-44.

Magnusson, W. E., Lima, A. P., Alves da Silva, W. & Carmozina de Araújo, M. (2003). Use of geometric forms to estimate volume of invertebrates in ecological studies of dietary overlap. *Copeia*, *2003*(1), 13-19.

Mar-Silva, V., Hernández-Morales, R. & Medina-Nava, M. (2014). Métodos clásicos para el análisis del contenido estomacal en peces. *Biológicas*, *16*(2), 13-16.

McAlpine, D. F. & Dilworth, T. G. (1989). Microhabitat and prey size among three species of *Rana* (Anura: Ranidae) sympatric in eastern Canada. *Canadian Journal Zoology 67*(9) 2244-2252.

Mendoza-Estrada, L. J., Lara-López, R. & Castro-Franco, R. (2008). Dieta de *Lithobates zweifeli* Hillis, Frost y Webb 1984 (Anura: Ranidae) en un río estacional del Centro de México. *Acta Zoológica Mexicana, 24*(1)*,* 169-197.

Merritt, R. W. & Cummins, K. W. (1996). An introduction to the aquatic Insects or North America. Estados Unidos. Knedall Hunt Publishing Company.

Mulaik, S. (1960). Contribución al conocimiento de los isópodos terrestres de México (Isopoda, Oniscoidea). *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural, 21*(1), 79-292.

Ortíz-Serrato, L., Ruiz-Campos, G. & Valdez-Villavicencio, J. H. (2014). Diet of the exotic American Bullfrog, *Lithobates catesbeianus*, in a stream of Northwestern Baja California, Mexico. *Western North American Naturalist, 74*(1), 116-122.

Paris, O. H. (1963). The ecology of *Armadillidium vulgare* (Isopoda: Oniscoidea) in California grassland: Food, enemies, and weather. *Ecological Monographs*, *33*(1),1-22.

Parker, M. L. & Goldstein, M. I. (2004). Diet of the Rio Grande Leopard Frog (*Rana berlandieri*) in Texas. *Journal of Herpetology, 38*(1), 127-130.

Parra-Olea, G., Flores-Villela, O. & Mendoza-Almeralla, C. (2014). Biodiversidad de anfibios en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad, 85*, 460-466.

Peterson, A. (1960). Larvae of Insects an introduction to Neartcic Species. Part II. Columbus, Ohio. Edward Brothers Inc.

Pianka, E. R. (1973). The structure of lizards communities. *Annual Review of Ecology and Systematics, 4*, 53-74.

Ramírez-Bautista, A. & Lemos-Espinal, J. A. (2004). Diets of two syntopic populations of frogs, *Rana vaillanti* and *Rana brownorum*, from a tropical rain forest in southern Veracruz, México. *The Southwestern Naturalist, 49*(3)*,* 316-320.

Ramírez-Bautista, A., Hernández-Salinas, U., García-Vázquez, U. O., Leyte-Manrique, A. & Canseco-Márquez, L. (2009). Herpetofauna del Valle de México: Diversidad y conservación. México. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Comisión Nacional para el conocimiento y uso de la Biodiversidad

Rodríguez-Blanco, M. (1990). Ciclos reproductivo y alimentario de *Rana montezumae* Baird, 1854 (Amphibia: Anura) del Lago de Tecocomulco, Hidalgo, México. *Boletín de la Sociedad Herpetológica Mexicana, 2*(2), 6-10.

Rzedoswki, J. (2006). Vegetación de México. 1ª ed. dig. México. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.

Schoener, T. W. (1971). Theory of feeding strategies. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, *2,* 369-404.

Schoener, T. W. (1974). Resource partitioning in ecological communities. *Science, 185,* 27-39.

Secor, S. M. (2005). Physiological responses to feeding, fasting and estivation for anurans. *The Journal of Experimental Biology, 208,* 2595-2609.

Secor, S. M., Wooten, J. A. & Cox, C. L. (2007). Effects of meal size, meal type, and body temperature on the specific dynamic action of anurans. *Journal of Comparative Physiology B, 177,* 165-182.

Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. (2010). Norma Oficial Mexicana (NOM-059SEMARNAT-2010). Protección ambiental. Especies nativas de México de flora y fauna silvestres. Categorías de riesgo y especificaciones para su inclusión, exclusión o cambio. Lista de especies en riesgo. Diario Oficial de Federación, Instituto Nacional de Ecología, México.

Servicio Meteorológico Nacional (2018). Información climatológica por estado. Disponible en: https://smn.cna.gob.mx/es/informacion-climatologica-por-estado?estado=pue. Consultado el 05 de diciembre de 2018.

Solé, M., Beckmann, O., Pelz, B., Kwet, A. & Engels, W. (2005). Stomach-flushing for diet analysis in anurans: an improved protocol evaluated in a case study in *Araucaria* forests, southern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment, 40*(1), 23-28.

Souty-Grosset, C., Badenhausser, I.,Reynolds, J. D. & Morel, A. (2005). Investigations on the potential of woodlice as bioindicators of grassland habitat quality. *European Journal of Soil Biology, 41*, 109-116.

StatSoft. Inc. (2004). Statistica (data analysis software system), versión 7. www. Statsoft.com.

Stewart, M. M., & Sandison, P. (1972). Comparative food habits of sympatric mink frogs, bullfrogs, and green frogs. *Journal of Herpetology, 6*(3), 241-244.

Stuart, S. N., Chanson, J. S., Cox, N. A., Young, B. E., Rodrigues, A. S. L., Fischman, D. L. & Waller, R. W. (2004). Status and trends of amphibian declines and extinctions worldwide. *Science, 306*, 1783-1786.

Toft, C. A. (1981). Feeding ecology of panamanian litter anurans: Patterns in diet and foraging mode. *Journal of Herpetology, 15*(2)*,* 139-144.

Toft, C. A. (1985). Resource partitioning in Amphibians and Reptiles. *Copeia, 1985(1),* 1-21.

Triplehorn, C. A. & Johnson, N. F. (2005). Borror and Delong's Introduction to the Study of Insects. (7ª. Edición). Estados Unidos. Thomson Brooks/Cole.

Tyler, J. D. & Hoestenbach, R. D. (1979). Differences in food of bullfrogs (*Rana catesbeiana*) from pond and stream habitats in southwestern Oklahoma. *The Southwestern Naturalist, 24(1),* 33-38.

Ubick, D., Paquin, P., Cushing, P. E. & Roth, V. (Eds) (2005). Spiders of North America an identification manual. Estados Unidos. American Arachnological Society.

Vitt, L. J. & Caldwell, J. P. (2009). Herpetology. An introductory biology of Amphibians and Reptiles. 3ª ed. USA: Elsevier.

Wake, D. B., & Vredenburg, V. T. (2008). Are we in the midst of the sixth mass extintion? A view from the world of amphibians. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *105*, 11466-11473.

Wallis, A. C., Smith, R. L. & Beard, K. H. (2016). Temporal foraging patterns of nonnative Coqui Frogs (*Eleutherodactylus coqui*) in Hawaii. *Journal of Herpetology, 50*(4)*,* 582-588.

Warburg, M. R., Linsemair, K. E. & Bercovitz, K. (1984). The effect of climate on the distribution and abundance of Isopods. *Symposia of the Zoological Society of London,1984* (53), 339-367.

Wells, K. D. (2007). The Ecology and Behavior of Amphibians. Chicago, Illinois. The University of Chicago Press.

Whitfield, S. M. & Donnelly, M. A. (2006). Ontogenic and seasonal variation in the diets of a Costa Rican leaf-litter herpetofauna. *Journal of Tropical Ecology, 22*, 409-417.

Woolbright, L. L. & Stewart, M. M. (1987). Foraging success of the tropical frog, *Eleutherodactytlus coqui*: The cost of calling. *Copeia*, *1987*(1), 69-75.

Woolrich-Piña, G. A., Smith, G. R., Lemos-Espinal, J. A. & Martínez-Olguín, R. G. (2017). Resource use by adults of four species of anurans along the Río Salado, Puebla, Mexico*. Herpetological Conservation and Biology, 12,* 182-191.